

PROBLÈMES POSÉS PAR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES CESTODES PROTEOCEPHALIDEA ET PSEUDOPHYLLIDEA PARASITES DE POISSONS

PAR

L. EUZET

Parmi les Cestodes parasites de Poissons, deux ordres, Proteocephalidea et Pseudophyllidea, ont fait l'objet d'une révision systématique récente (Freze, 1965 ; Protasova, 1975). La spécificité de ces Helminthes et leurs rapports avec les Poissons hôtes ont fait apparaître des problèmes qui méritent notre attention.

Les recherches actuellement en cours à Montpellier sur les Pseudophyllidea de Téléostéens Pleuronectiformes prouvent que ces Cestodes ont une spécificité étroite.

A partir de ces observations, nous estimons qu'il est nécessaire de reprendre tous les cas où un *Bothriocephalidae* (ou un Proteocephalidea) ont été signalés chez plusieurs Téléostéens différents.

En outre, beaucoup de ces parasites doivent être retrouvés et leur description revue et précisée à partir d'individus récoltés dans les hôtes types. De nombreux *Bothriocephalidae* de Poissons n'ont été observés qu'une seule fois, il y a une centaine d'années. La systématique des Proteocephalidea s'appuie surtout sur les travaux de Woodland publiés il y a presque 50 ans (Brooks, 1978).

Bien que les preuves expérimentales manquent pour définir le type exact de spécificité, peu de cycles évolutifs ayant été parfaitement élucidés, nous sommes convaincus que ces Cestodes ont, vis-à-vis du Poisson hôte définitif, une spécificité de type oioxène ou sténoxène selon la définition de Euzet et Combes (1980).

Ces réserves faites, comment se présentent les rapports de ces Cestodes avec leurs hôtes.

PROTEOCEPHALIDEA

Freze (1965) a proposé pour expliquer la phylogénèse de cet ordre une hypothèse où il distingue deux superfamilles Proteocephaloidea et Monticelloidea (Fig. 1).

Parmi les Proteocephaloidea, il sépare, dans la nouvelle famille des *Ophiotaeniidae*, les espèces parasites de Tétrapodes. De ce fait, on comprend mal que dans l'arbre phylétique proposé cette famille paraisse avoir une origine distincte de celle des *Proteocephalidae*.

Les sous-familles composant les *Monticellidae* sont caractérisées par la position corticale des divers organes génitaux.

Si nous schématisons les dispositions anatomiques caractérisant les sous-familles et si nous plaçons ces schémas sur l'arbre phylétique proposé par Freze, on se rend immédiatement compte que l'unité des *Proteocephalidae* est rompue par la présence des *Zygobothriinae*. Ces Cestodes qui possèdent des vitellogènes corticaux doivent être rangés parmi les Monticelloidea.

Parmi les *Proteocephalidae* restants, qui ont tous les organes génitaux médulaires, on note des

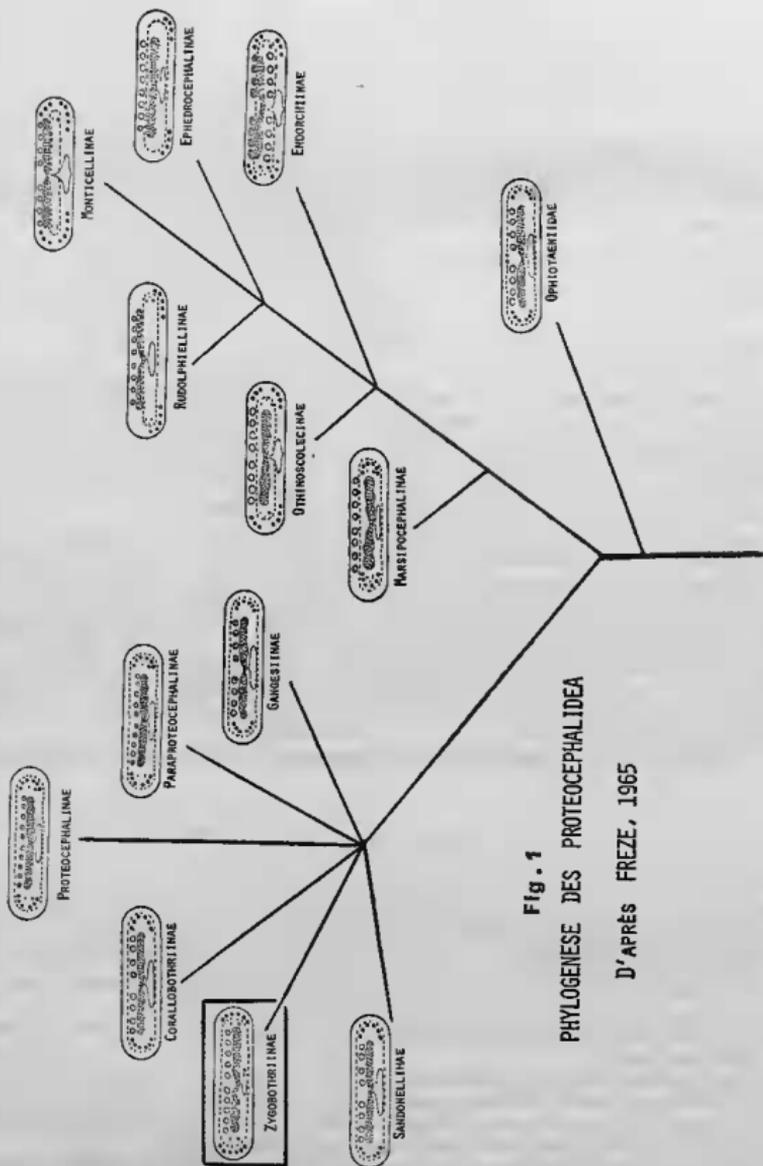


Fig. 1
 PHYLOGENÈSE DES PROTEOCEPHALIDEA
 D'APRÈS FREZE, 1965

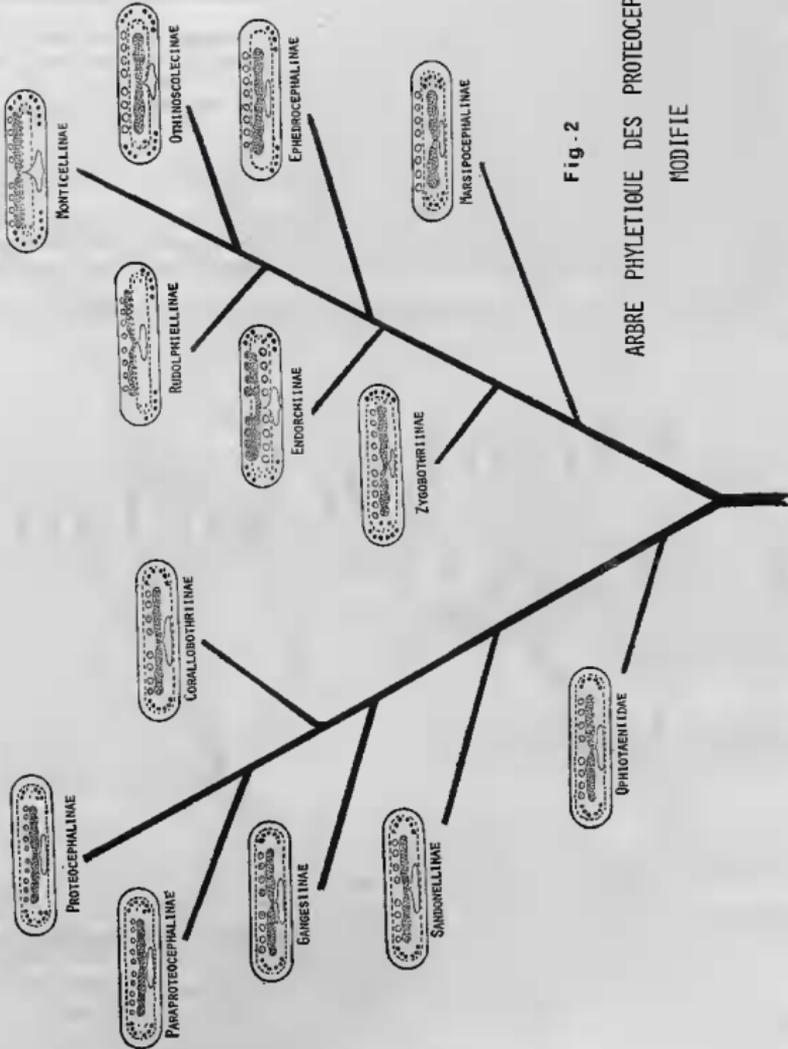


Fig. 2

ARBRE PHYLETIQUE DES PROTEOCEPHALIDEA
MODIFIE

différences dans la morphologie du scolex. La complication de cet organe d'attachement se traduit soit par le développement d'un métascolex plus ou moins plissé (*Corallobothriinae*), soit par l'apparition, en avant des ventouses, de lames musculaires (*Sandonellinae*) ou d'une couronne apicale de crochets (*Gangesiinae*).

Notons que le métascolex, qui permet un meilleur attachement à la paroi intestinale de l'hôte, existe aussi chez les *Monticellidae* (*Goezella siluri* par exemple).

Si l'on considère comme primitive la position médulaire des organes génitaux, car c'est l'anatomie que l'on rencontre chez les Tetrephyllidea de Sélaciens, on peut modifier les propositions de Freze. L'arbre phylétique se présente alors d'une manière légèrement différente (Fig. 2).

C'est à une conclusion voisine qu'est parvenu Brooks (1978) en proposant une phylogénèse des Proteocephalidea établie selon la méthode cladistique.

Brooks ne reconnaît pas la séparation dans une famille indépendante (*Ophiotaeniidae*) des Proteocephaloidea d'Amphibiens et de Reptiles, mais il situe l'origine de ces Cestodes parmi des *Proteocephalidae* parasites de Poissons.

Dans l'arbre dressé par Brooks on a, comme dans le schéma de Freze, une séparation initiale entre *Proteocephalidae* et *Monticellidae*. Cependant, chez ces derniers, la position médulaire ou corticale de l'utérus n'étant pas admise comme critère, Brooks regroupe des sous-familles qui apparaissaient dans le système de Freze.

Ainsi, les *Rudolphiellinae* sont confondues avec les *Monticellinae*, les *Othinoscoclecinae* avec les *Ephedrocephalinae* (Fig. 3).

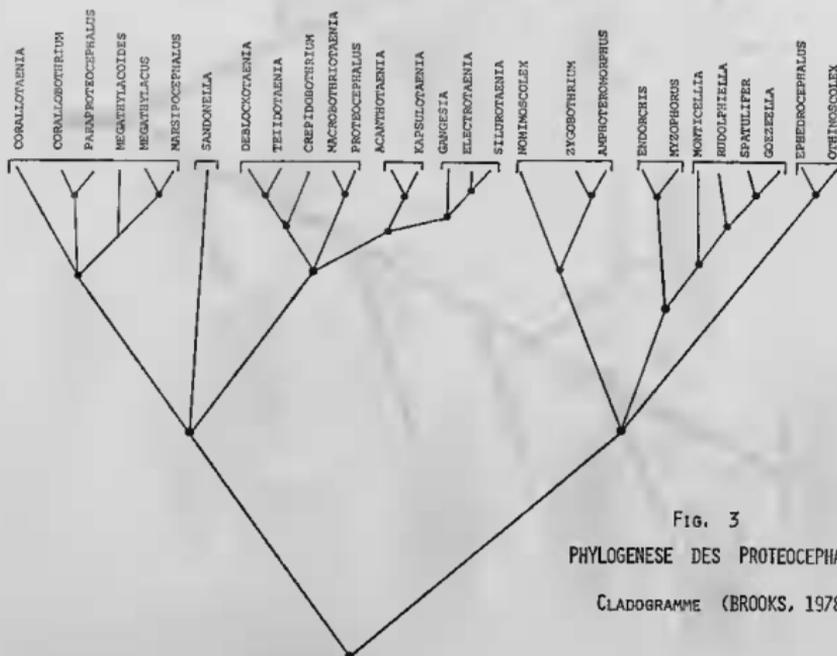


Fig. 3
PHYLOGÉNESE DES PROTEOCEPHALIDEA
CLADOGRAMME (BROOKS, 1978)

La position attribuée aux *Marsipocephalinae* (avec le seul genre *Marsipocephalus*) classés par Freze parmi les *Monticellidae* et placés par Brooks dans les *Protocephalidae*, doit être discutée.

Les *Marsipocephalus* ayant des vitellogènes médulaires et des testicules corticaux, les *Marsipocephalinae* peuvent avoir une place particulière dans chacune des deux branches. Nous penchons cependant pour placer ces Cestodes à part, parmi les *Protocephalidae*. La phylogénèse peut alors se présenter ainsi (Fig. 4).

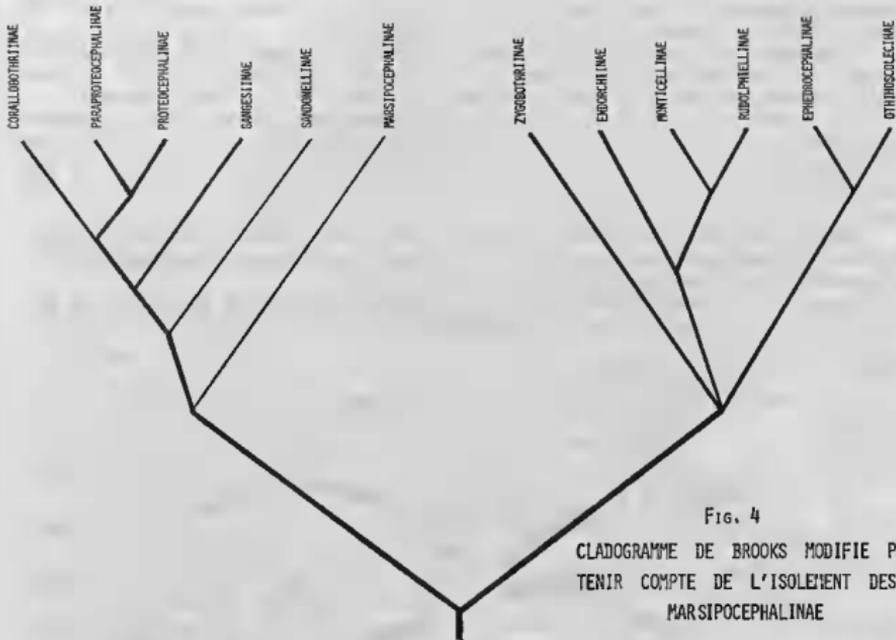


FIG. 4
CLADOGamme DE BROOKS MODIFIÉ POUR
TENIR COMPTE DE L'ISOLEMENT DES
MARSIPOCEPHALINAE

Quels sont les rapports des différentes sous-familles de *Protocephalidae* avec les unités systématiques de Poissons-hôtes ?

Protocephalidae.

Les *Protocephalinae* se rencontrent chez les *Acipenseriformes* ; les *Amiiformes*, chez les *Polypteriiformes* et chez de nombreux ordres de Téléostéens d'eau douce, *Anguilliformes*, *Clupeiformes*, *Cypriniformes*, *Cyprinodontiformes* et *Perciformes*.

Les *Sandonellinae* ne sont représentés que par l'espèce *Sandonella sandoni*, parasite en Afrique d'*Heterotis niloticus* (*Osteoglossiforme*).

Les représentants des autres sous-familles sont tous parasites de *Siluriformes*.

- Les *Paraproteocephalinae* ont été récoltés chez les *Siluridae* paléarctiques.
- Les *Corallobothriinae* parasitent les *Ameiuridae* néarctiques et les *Malapteruridae* africains.
- Les *Gangesiinae* se rencontrent chez les *Siluridae*, *Bagridae* et *Schilbeidae* de l'Inde (Région

orientale), de l'Extrême Orient paléarctique et chez les *Malapteruridae* africains (la présence de Cestodes appartenant à cette sous-famille chez les *Ophiocephalidae* et les *Cyprinidae* en Inde doit être confirmée).

— Les *Marsipocephalidae* (*Marsipocephalus*) n'existent que chez des *Clariidae* africains.

Monticellidae.

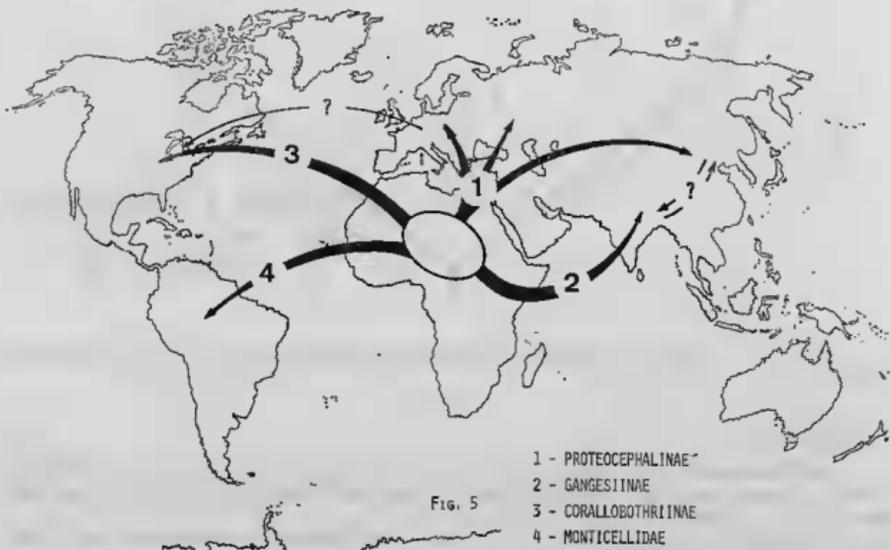
Les représentants des diverses sous-familles sont tous parasites de Siluriformes de la région Néotropicale (Amérique du Sud). Parmi les Poissons hôtes, la grande majorité appartient à la famille des *Pimelodidae*, quelques-uns aux *Cetopsidae* et aux *Doradidae*.

Il est difficile d'avancer une hypothèse pour expliquer cette « explosion » de Proteocephalidea à anatomie si diverse dans une famille de Poisson-hôte. Mis à part les *Cetopsidae* et *Doradidae*, les autres Siluriformes sud-américains (9 familles) ne semblent pas parasités par des Proteocephalidea.

La diversité des anatomies permet d'envisager des relations phylétiques entre ces Cestodes, mais il serait extrêmement hasardeux de rechercher une éventuelle évolution parallèle avec celle des *Pimelodidae*. On peut en effet trouver, chez le même Poisson, des *Monticellidae* appartenant à deux sous-familles différentes (par exemple, *Endorchinae* et *Zygothriinae* chez *Brachyplatysoma filamentosum*).

Brooks (1978) admet une origine sud-américaine des Proteocephalidea. Nous penchons plutôt pour une origine africaine. Ces Cestodes seraient alors passés dans les autres régions géographiques où ils paraissent avoir subi une évolution indépendante (Fig. 5).

Cependant, les Proteocephalidea parasitant actuellement beaucoup de Siluriformes, on peut admettre que les Ostariophysaires sont les hôtes primaires.



Toutes ces observations nous obligent à poser plusieurs questions :

— Pourquoi les transformations anatomiques décelées chez les *Monticellidae* se sont-elles réalisées dans les *Pimelodidae* Siluriformes sud-américains ? Ces transformations peuvent-elles être considérées comme résultant d'une évolution adaptative ?

- La disposition anatomique des *Marsipocephalinae* parasites de *Clariidae* (Siluriformes) africains traduit-elle un phénomène de convergence ou une parenté avec certains *Monticellidae* ?
- Quels liens systématiques existent-ils entre les Siluriformes des régions éthiopiennes et néo-tropicales ?
- Les représentants de deux familles de Siluriformes *Bagridae* et *Clariidae* existent actuellement en Afrique et dans la région orientale. Cette séparation est-elle le résultat de celle des blocs africains et indiens ?
- Les *Protocephalidae* (*Gangesiinae*) de la région orientale ont-ils leur origine chez les parasites de Siluriformes paléarctiques ou chez des formes ancestrales éthiopiennes ?
- Les *Clariidae* asiatiques sont-ils les hôtes des *Protocephalidae* ?

PSEUDOPHYLLIDEA

En étudiant la spécificité des Pseudophyllidea et leurs rapports avec les Poissons hôtes définitifs, nous sommes parvenus à des problèmes voisins de ceux que posent les Protocephalidea.

Les Pseudophyllidea parasites de Poissons et d'Amphibiens Urodèles appartiennent au sous-ordre des Bothriocephalinae caractérisé par une ouverture génitale (poche du cirre et vagin) médio-dorsale, latéro-dorsale ou latérale et un débouché sub-médian ventral de l'utérus. On les sépare ainsi des Diphylobothrinea où toutes les ouvertures sont médio-ventrales.

Parmi les Bothriocephalinae, les seuls qui nous intéressent, la vétusté des descriptions et la persistance des erreurs ont rendu la systématique confuse. Les découpages proposés ne sont pas satisfaisants car ils se basent sur des caractères dont certains, nous l'affirmons, sont erronés.

Dans ce sous-ordre, en tenant compte de la disposition anatomique du système génital, de la structure des œufs et des larves, on peut distinguer quatre familles (Fig. 6).

Bothriocephalidae. L'ouverture génitale est médio-dorsale, le débouché utérin sub-médian ventral.

Des œufs operculés sort un coracidium cilié nageant.

Echinophallidae. L'ouverture génitale est latéro-dorsale. Le débouché utérin sub-médian ventral. Le cirre est épineux. Les œufs sont operculés.

Ancistrocephalidae. L'ouverture génitale est latérale, le débouché utérin sub-médian ventral. Des œufs operculés sort un coracidium cilié nageant.

Eubothriidae. L'ouverture génitale est latérale, le débouché utérin médian ou sub-médian ventral. Les œufs ne sont pas operculés ; il n'y a pas de coracidium cilié.

Ainsi, nous plaçons les *Ptychobothriidae* parmi les *Bothriocephalidae*. Ces Cestodes possèdent en effet la même disposition anatomique et tous (mis à part *Taphrobothrium* parasite de *Muraenesox* au Japon) ont des vitellogènes corticaux. Le critère invoqué pour distinguer les deux familles (œuf operculé ou non) n'existe pas. En effet, les œufs de *Ptychobothrium belones*, parasite de *Belones acus*, sont operculés. Ces œufs poursuivent leur développement dans l'eau et il en sort un coracidium cilié.

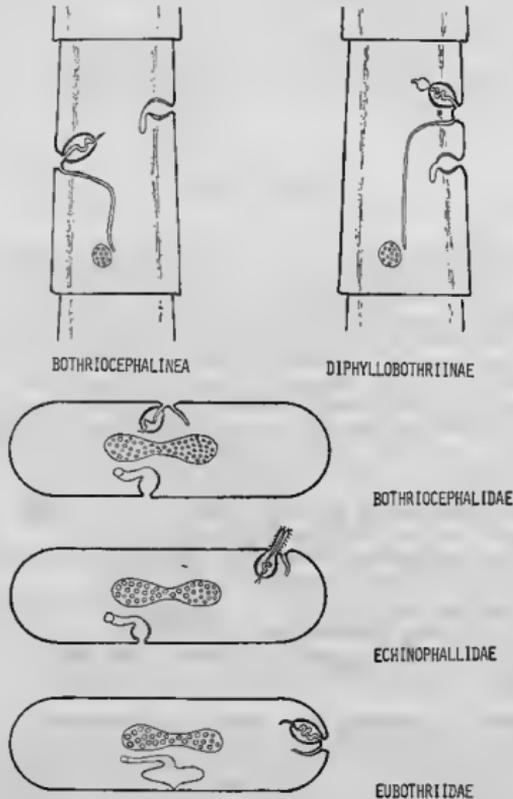
Nous regroupons dans la famille des *Echinophallidae* les genres composant cette famille à ceux placés dans les *Parabothriocephalidae*. Tous ces Cestodes possèdent les mêmes caractéristiques anatomiques.

Dans la troisième famille, les rapports entre les genres à scolex armé de parasites de Poissons marins (*Ancistrocephalus*), de Poissons d'eau douce (*Triaenophorus*) et les genres à scolex inerme (*Fistulicola*) restent à préciser. Nous sommes certains que les espèces de ces trois genres ont des œufs operculés et un coracidium cilié.

Depuis la description originale de Diesing (1850), *Amphicotyle heteropleura*, parasite de *Centrolophus niger*, n'a été revu que par Lühe en 1902. L'anatomie de ce Cestode, qui reste mal connue, a besoin d'être reprise. C'est pourquoi nous préférons nommer *Eubothriidae* — le genre *Eubothrium*

étant parfaitement défini — des Pseudophyllidea à ouverture génitale latérale et à œufs non operculés. Il est cependant possible que ce regroupement soit artificiel car il existe des différences sensibles dans l'anatomie des diverses espèces.

FIG. 6



Ainsi, il est actuellement difficile de proposer une phylogénèse pour les Pseudophyllidea. Peut-on considérer les espèces à ouverture génitale latérale comme les formes primitives puisque l'ouverture génitale est latérale chez les Tetrarhynchidea et les Tetraphyllidea parasites de Sélaciens ? Peut-on admettre une évolution amenant d'une part les *Bothriocephalinae* et d'autre part les *Diphyllbothriinae* ?

Quelles sont les relations des *Bothriocephalinae* avec le Cestode parasite d'*Amia calva*, *Haplobothrium globuliforme* chez qui les ouvertures génitales et le débouché utérin sont médio-ventraux ?

Dans les rapports entre parasites et Poissons-hôtes, on doit noter que les *Echinophallidae*, dans le sens où nous les entendons, parasitent uniquement des Perciformes du sous-ordre des *Stromateidei*

(*Stromateidae*, *Nomeidae*, *Centrolophidae*). Une seule espèce, *Pseudamphicotyla quinquarii* Yamaguti, 1952 possédant les caractéristiques de la famille a été récoltée chez un *Chaetodontidae* : *Quinquarius japonicus*.

Un Cestode parasite de *Schedophilus ovalis* (= *Centrolophus ovalis*) a été placé dans le genre *Diplogonoporus* et classé de ce fait parmi les parasites de Mammifères (Yamaguti, 1959). Il est probable que ce Pseudophyllidea qui parasite un *Centrolophidae* et qui présente un dédoublement des organes génitaux comme *Echinophallus* doit en être très voisin.

Pourquoi cette multiplication de formes chez les *Stromateidei* (10 espèces d'*Echinophallidae* chez 4 Poissons) alors que par ailleurs les *Bothriocephalidae*, très largement répartis chez les Poissons marins et d'eau douce, présentent une anatomie monotone ? Avons-nous un phénomène comparable à celui des *Monticellidae* parasites de Siluriformes ?

Il est difficile d'établir d'autres rapports entre parasites et hôtes. Mais lorsque l'on examine la distribution biogéographique des *Bothriocephalidae* connus, comment expliquer leur absence apparente en Amérique du Sud ? La question a d'autant plus d'intérêt pour l'histoire de ces Cestodes que des *Bothriocephalidae* ont été signalés comme des parasites spécifiques de *Siluridae* africains (*Polyonchobothrium* chez les *Clariidae*).

BIBLIOGRAPHIE

- EUZET, L. et COMBES, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. « In » Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 40 (3) : 239-285.
- BROOKS, D. R., 1978. — Evolutionary history of the Cestode order Proteocephalidae. *Syst. Zool.*, 27 : 312-323.
- FREZE, V. I., 1965. — Proteocephalata in fish, Amphibians and Reptiles. « In » K. I. Skirjahn ed. *Essentials of Cestodology*, vol. IV (I.P.S.T. Translation, 1969), 597 p.
- PROTASOVA, E. N., 1977. — Bothriocephidae de Poissons. *Essentials of Cestodology*, Vol. VIII, A.H. C.C.C.P., Moscou, 298 p.

DISCUSSION

BURT. — The ontogeny of vertebrates is known to recapitulate their phylogeny at least in general terms. It would be interesting to determine to what extent this happens in the parasitic platyhelminthes, especially the cestodes, as we might gain a better understanding of their interrelationships. For example, in the Proteocephala, do the male genitalia assume greater phylogenetic significance than the female genitalia with particular reference to their position (cortical as opposed to medullary). Determination of this could affect the phylogenetic schemes proposed by Freze and by Brooks and modified by Prof. Euzet. Has Prof. Euzet considered the relative importance of cortical testes with medullary vitellaria as opposed to medullary testes with cortical vitellaria ?

EUZET. — Tous semblent avoir le même développement.

LEWELLYN. — Prof. Euzet has shown that the distribution of vitellaria and of genital openings suggests that "pseudophyllideans" should be divided into diphylobothriids and bothriocephaliids. In my opinion there is further very strong evidence for such a division in the presence in diphylobothriids of quinone-tanned egg capsules, the discharge of eggs into the host gut, and of pseudo-apolysis (i.e. the shedding of proglottids which are "worn-out", in contrast to true apolysis where the shedding of egg-contract proglottids is the means of egg-dispersal) and, in bothriocephaliids, the absence of tanning, the retention of eggs in the uterus, and true apolysis.

BURT. — Both oviparous and viviparous forms are known and recognized in cestodes and thus there are oviparous forms with quinone-tanned eggs with and without an operculum and viviparous forms without quinone-tanned shells where the outer layer develops from a cellular mass. This information, however, does not give us adequate refinement within the larger groups to be useful in any phylogenetic considerations.